

УДК 591.69-942.6-577.41(292.41+292.51)

## ИНВАЗИРОВАННОСТЬ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ КРОВСОСУЩЕЙ МУХОЙ *PENICILLIDIA MONOCEROS* SPEISER, 1900 (DIPTERA, NYCTERIBIIDAE) И ЕЕ ДИНАМИКА В ПЕРИОД ЗИМОВКИ ХОЗЯИНА

© 2014 г. М. В. Орлова<sup>1</sup>, О. Л. Орлов<sup>2,3</sup>, И. А. Кшняев<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Национальный исследовательский Томский государственный университет

<sup>2</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

<sup>3</sup>Уральский государственный медицинский университет Минздрава России, Екатеринбург  
E-mail: masha\_orlova@mail.ru

Проведен ареалогический анализ находок кровососущей мухи *Penicillidia monoceros* Speiser, 1900 (Diptera, Nycteribiidae), эктопаразита летучих мышей, уточняющий предпочтения кровососок в отношении видов-хозяев, и исследован ряд факторов изменчивости зараженности рукокрылых в период их зимовки. Установлено, что самки прудовой ночницы (*Myotis dasycneme* (Voie, 1825)) характеризуются как в два раза более высокой вероятностью инвазии (95% ДИ: 1.22–3.28), так и в 2.3 раза более высокой средней численностью *P. monoceros* (95% ДИ: 1.5–3.7). Снижение численности эктопаразита в течение зимовки хозяина имеет особенность типа “ступенька”, временная локализация которой сопоставляется со сроками спаривания хозяина – *M. dasycneme*.

**Ключевые слова:** кровососущие мухи рукокрылых, *Penicillidia monoceros*, прудовая ночница, overdispersed Poisson, GLM, GAM.

### ВВЕДЕНИЕ

По степени зависимости от вида-хозяина кровососущих мух принято считать постоянными (Определитель насекомых..., 1999) или временными эктопаразитами с длительным питанием (Балашов, 2009), которые постоянно обитают на поверхности тела или в шерсти хозяина, покидая его только для откладки личинки. Вместе с семействами Hippoboscidae, Streblidae и Glossinidae никтерибииды образуют группу кукулородных (Pupipara), в организме которых личинка развивается до III стадии, питаясь секретом придаточных “молочных” желез самки (аденотрофическое рождение), и сразу после отрождения склеротизируется, формируя пупарий. Куколки крепятся на стенках убежищ, в которых летучие мыши находятся на дневках. Примерно через 25 дней происходит вылупление мух (этому способствуют признаки присутствия хозяев в убежище: вибрация и возросший уровень углекислого газа). Молодые мухи сразу приступают к кровососанию и спустя несколько суток становятся половозрелыми, после чего самки откладывают пупарии с 9-дневным интервалом. Вне хозяина никтерибииды не способны жить более суток (Dick, Patterson, 2006).

Кровососущая муха *Penicillidia monoceros* Speiser, 1900 является одним из наиболее круп-

ных представителей семейства Nycteribiidae (кровососущие мухи рукокрылых). Основными хозяевами данного эктопаразита выступают преимущественно виды рода *Myotis* (ночницы), в том числе прудовая ночница *Myotis dasycneme* (Voie, 1825) (Vespertilionidae, Chiroptera) – вид, занесенный в Красный список Международного Союза охраны природы и в Красные книги ряда субъектов Российской Федерации. Вид *P. monoceros* распространен в умеренной зоне Палеарктики от Западной Европы до Японии. Большая часть находок сосредоточена в умеренной зоне Западной, Центральной и Восточной Европы (самая южная находка сделана в Баварии (Rupp et al., 2004). В бывшем СССР *P. monoceros* обнаружена в Ленинградской области (Маркова, 1938) и Прибалтике (Фарафонова, Мазинг, 1985), единственный экземпляр собран на Дальнем Востоке (Аяно-Майский район, пещера Абогэ-Джиэ) (Эктопаразиты..., 1991). Находки *P. monoceros* имеются также в Восточном Казахстане (Полканов, Медведев, 1997). Находки в Западной и Центральной Европе приурочены преимущественно к водяной ночнице (*M. daubentonii* (Kuhl, 1817)), в Прибалтике – к прудовой ночнице (табл. 1).

Изучение особенностей экологии *P. monoceros* представляет особый интерес, так как ее транспалеарктическое распространение характеризует

**Таблица 1.** Число находок кровососущей мухи *P. monoceros* на разных видах хозяина на территории Северной Евразии (оригинальные и литературные данные)

Территория	<i>M. dasycneme</i>	<i>M. daubentonii</i>	<i>M. nattereri</i>	<i>M. petax</i>	<i>M. emarginatus</i>	<i>M. macrodactylus</i>	<i>Eptesicus nyssonii</i>	Статус <i>M. dasycneme</i>
Западная и Центральная Европа	+	+++	–	н/о	–	н/о	–	I–II
Северная Польша	3	–	–	н/о	н/о	н/о	–	I–II
Ленинградская обл.	17	1	–	н/о	н/о	н/о	–	II–III
Уральский регион	130	3	–	н/о	н/о	н/о	–	III
Восточный Казахстан	+	н/о	–	+	+	н/о	–	I
Западно-Сибирская равнина	–	н/о	+	4	н/о	н/о	–	I
Северный Алтай	–	н/о	н/о	2	н/о	н/о	–	I
Дальний Восток	н/о	н/о	н/о	1	н/о	–	–	0
Япония	н/о	н/о	н/о	1	н/о	5	1	0

Примечание. 0 – отсутствие хозяина, I – крайне редка (единичные небольшие, как правило, выводковые колонии), II – редка (единичные небольшие зимующие и выводковые колонии), III – обычна (крупные зимующие колонии), либо фоновый вид (множество колоний, в том числе крупные – более 1000 особей); + – находки малочисленны; +++ – находки многочисленны; тире – находки отсутствуют; н/о – данный вид не обитает.

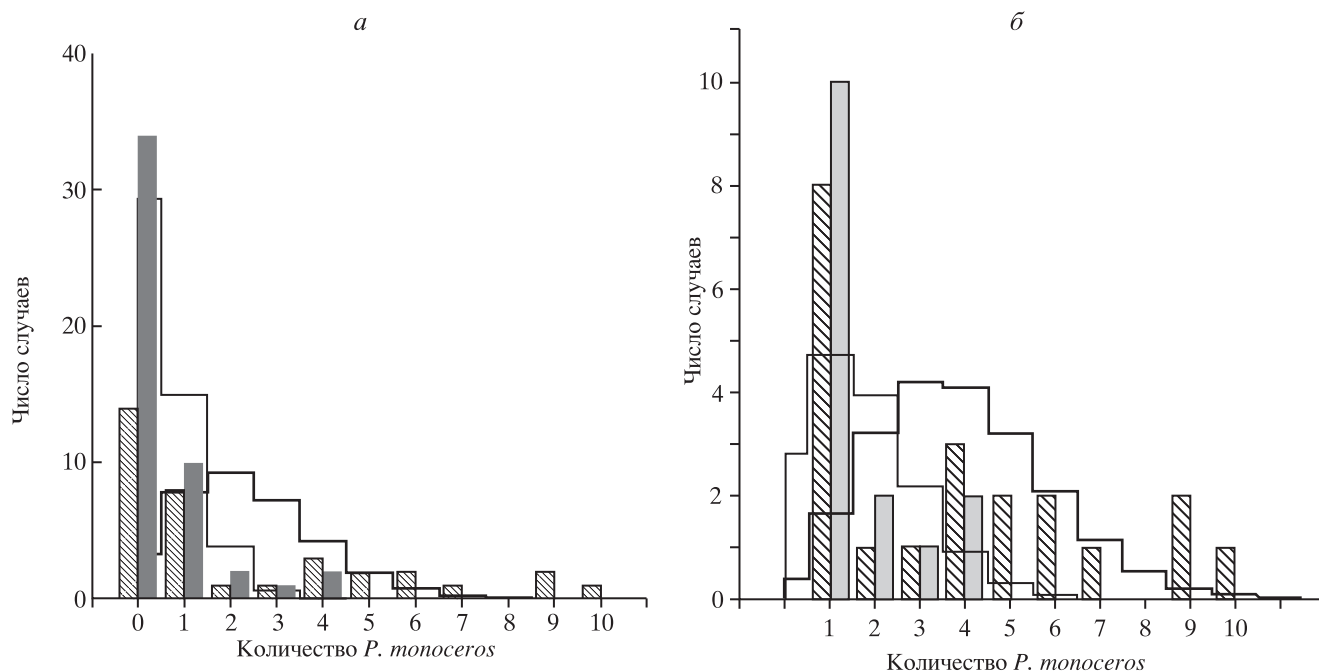
степень контакта между европейской и азиатской хироцерофаунами и позволяет уточнить некоторые аспекты расселения рукокрылых по территории Евразии в голоцене. Особый интерес представляет биология кровососущих мух на протяжении зимовки. Этот аспект крайне мало изучен в связи с физическими и юридическими сложностями проведения исследований в зимний период (в частности, особенности природоохранного законодательства Евросоюза существенно ограничивают возможности исследования колоний рукокрылых в период гибернации).

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Рукокрылых отлавливали в летний период при помощи стационарных сетей и мобильной ловушки Борисенко (Борисенко, 1999). В зимний период летучих мышей снимали со стен убежищ. После обследования зверьков отпускали либо возвращали в места зимовки. Сбор кровососущих мух *P. monoceros* на территории Центральной Европы осуществлялся в Северной Польше (Поморское воеводство, окрестности г. Любня); в Ленинградской области – в штольнях около пос. Старая Ладога; на Урале отловы рукокрылых проводились в Большой Коноваловской пещере, пещерном ком-

плексе “Чертово городище”, пещерах природного парка “Оленьи ручьи”, Смоленской пещере, базе отдыха “Березка”, в окрестностях г. Кыштым и поселков Кондинское, Куминский и Ягодный; на территории Западно-Сибирской равнины летучих мышей отлавливали в окрестностях пос. Корлики (восточная часть ХМАО); на Северо-Западном Алтае – в Тигирекском заповеднике. Кровососущих мух снимали с летучих мышей при помощи пинцета, а затем фиксировали в 70%-ном растворе этанола. Определение производили под бинокулярным микроскопом МБС-10 с использованием определителя (Определитель насекомых..., 1999). Поскольку прудовая ночница является охраняемым видом, и не разработано прижизненных методик определения возраста у немеченых особей, влияние данного фактора на зараженность не оценивалось. Всего нами собрано 148 особей *P. monoceros* (55 самцов и 93 самки), из них 107 – собраны в течение зимовки с 84-х особей прудовой ночницы.

*Статистический анализ.* Стандартным статистическим инструментом для параметрического моделирования счетных данных (целых положительных чисел) является (лог-линейная) регрессия Пуассона – один из вариантов унифицированного аппарата теории обобщенных линейных



**Рис. 1.** Наблюдаемое и ожидаемое распределение количества *Penicillidia monoceros* на особях хозяина. *a* – для общего количества особей: самки – серые столбики и жирная линия,  $n = 35 * \text{Poisson}(2.34)$ , самцы – штриховка и тонкая линия,  $n = 49 * \text{Poisson}(0.51)$ , все особи:  $n = 84 * \text{Poisson}(1.27)$ . Контраст самки/самцы: Mann–Whitney  $U = 537.5$ ,  $Z = 2.90$ ,  $p = 0.004$ ,  $p_{\text{exakt}} = 0.003$ ; *b* – для инвазированных особей (нули цензурированы): самки  $n = 21 * \text{Poisson}(3.9)$ ,  $KSd = 0.47$ ,  $p < 0.01$ ; самцы  $n = 15 * \text{Poisson}(1.7)$ ,  $KSd = 0.54$ ,  $p < 0.01$ . Все особи:  $n = 36 * \text{Poisson}(2.97)$ . Контраст самки/самцы:  $U = 89.5$ ,  $Z = 2.18$ ,  $p = 0.03$ ,  $p_{\text{exakt}} = 0.03$ .

моделей – GLM (McCullagh, Nelder, 1989). Однако, в биологии очень часто реальные данные характеризуются существенными отклонениями от теоретического распределения Пуассона (имеющего единственный параметр:  $E(Y) = \mu$ ,  $\mu \sim \text{Poisson}(\lambda)$ ,  $\lambda > 0$ ), например, избытком нулевых значений (ZIP – Zero Inflated Poisson), и/или нарушениями предположения о параметре дисперсии  $\text{Var}(Y) \neq E(Y)$ , и/или неоднородностью дисперсии (гетероскедастичностью). Поскольку распределение наблюдаемого количества кровососущих мух (рис. 1) по особям хозяина (критерий Колмогорова–Смирнова,  $p(KSd) < 0.01$ ) явно не соответствует теоретическому распределению Пуассона (незаселенные особи и гетероскедастичность), были применены специальные “барьерные” модели (hurdle models), предполагающие комбинацию двух процессов генерации данных (Cameron, Trivedi, 1998; McDowell, 2003; Mullahy, 1986, Кшняев и др., 2013).

Двухкомпонентная модель специфицирована как комбинация двух распределений (и двух уравнений регрессии соответственно): биномиального и логит-регрессии – для моделирования вероятности хозяина быть инвазированным паразитом, а ненулевую среднюю численность эктопаразита на зараженных особях ( $y > 0$ ) описывали

мультипликативной регрессией, в предположении одно- или двухпараметрического распределения для стохастической компоненты. Использовали нуль-усеченные дискретные распределения: Пуассона, квази-Пуассона (параметр дисперсии  $\phi = X^2/df_{\text{Res}}$ ), отрицательное биномиальное, а также непрерывные гамма- и лог-нормальное распределения. Для оценки адекватности предположения о типе распределения стохастической компоненты в моделях регрессии использовали AIC – критерий Акаике, поскольку в исследованных моделях число предикторов было фиксировано, наименьшее значение AIC соответствует наибольшему значению максимума функции правдоподобия и обеспечивает формальную теоретическую основу для выбора типа распределения (Кшняев, 2009; 2010). Оценивали эффекты следующих предикторов ( $X_i$ ): пол (0 – самка, 1 – самец), время от начала зимовки (дни) или две части периода зимовки (до и после спаривания, 0 и 1). Статистики типа Вальда ( $QWald = X^2/\phi$ ) или отношения правдоподобия  $QLR = LR/\phi$ , как и 95%-ные доверительные интервалы для коэффициентов регрессии квази-Пуассона рассчитаны, с учетом инфляции параметра дисперсии:  $b_i \pm 1.96\phi^{0.5}SE(b_i)$ , которые приведены после обратного преобразования,  $\exp(b_i)$  или  $1/\exp(b_i)$ , и интерпретируются как изменение

отклика “во столько-то раз”, при единичном изменении предикторов. Поскольку зимой у эктопаразита в районе исследования нет репродукции, интерпретация коэффициентов регрессии при предикторе “время” существенно упрощается и сопоставляется со смертностью либо расселением по другим особям хозяев. Для моделирования динамики средней численности ( $y$ ) использовали функцию:  $y = a + (c - a) / (1 + (\log(x) / t_{50})^b)$ , параметры которой ( $a$  – нижняя и  $c$  – верхняя асимптоты,  $t_{50}$  – лог-времени 50%-ного изменения численности,  $b$  – крутизна ступеньки) находили с помощью алгоритма нелинейного оценивания Левенберга–Марквардта. Для оценки разности в средней заселенности (без цензурирования нулевых значений) использован также аппарат обобщенной аддитивной модели (GAM) и непараметрический подход – ресэмплинг. Данные анализировали в статистических пакетах “Statistica” (StatSoft, 2001) и S-PLUS (MathSoft, 2000), R: pgam package (Jackman, 2006; Junger, Ponce de Leon, 2007).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*Распределение кровососущих мух по видам-хозяевам* в различных частях Евразии представлено в таблице 1. Следует отметить, что авторы, описывавшие находки *P. monoceros* на водяной ночнице в Восточной Палеарктике, исходили из предположения, что ареал данного хозяина простирается от Атлантического до Тихого океана. Однако на сегодняшний день установлено (Matveev et al., 2005), что на территории Сибири и Дальнего Востока обитает вид-двойник водяной ночницы – восточная ночница (*M. petax* Hollister, 1912). Ревизия находок эктопаразитов на восточной ночнице проведена ранее (Орлова и др., 2013), поэтому кровососущие мухи, собранные на территории Восточного Казахстана, Сибири и Дальнего Востока с ночницы, первоначально определенной как водяная *M. daubentonii*, отнесены нами к восточной ночнице *M. petax*.

Анализ зараженности ночниц кровососущей мухой *P. monoceros* показывает, что как количество находок, так и видовой состав хозяев, на которых паразитирует данный вид, обусловлены численностью прудовой ночницы на изучаемой территории. Большинство этих мух (130 из 133) на Урале собрано с прудовой ночницы, причем данная территория является экологическим центром ареала *M. dasycneme* (территорией с наибольшей плотностью вида). Никтерибиида *P. monoceros* в значительной степени ассоциирована с данным видом хозяина даже в условиях

смешанных скоплений нескольких видов рукокрылых с высокой скученностью (Смолинская, Аракаевская пещеры, пещерный комплекс “Чертово городище”). Находки этого эктопаразита на водяной ночнице крайне редки (3 особи), что явно противоречит мнению целого ряда авторов, считавших основным хозяином *P. monoceros* водяную ночницу (Hutson, 1984; Rupp, 1999). Наши данные по территории Северной Польши также свидетельствуют, что *P. monoceros* в качестве хозяина предпочитает именно прудовую ночницу. Однако на территории Западной и Центральной Европы, Восточного Казахстана, где *M. dasycneme* редка и не формирует крупных колоний, а также на территории Восточной Сибири и Дальнего Востока, где она не встречается, *P. monoceros*, согласно литературным данным, паразитирует на других видах рода *Myotis*, прежде всего на водяной ночнице (Европа) и ее виде-двойнике (Азия) – восточной ночнице (Полканов, Медведев, 1997; Hutson, 1984; Rupp, 1999). Собранный нами материал подтверждает литературные данные (*op. cit.*): в восточной части Ханты-Мансийского автономного округа и на Северном Алтае наши находки *P. monoceros* также ассоциированы с восточной ночницей. Среди хозяев *P. monoceros* в Азии отмечаются также ночница Наттерера *M. nattereri* Kuhl, 1817 (Эктопаразиты..., 1991), трехцветная ночница *M. emarginatus* (Geoffroy, 1806) (Полканов, Медведев, 1997), длиннопалая ночница *M. macrodactylus* (Temminck, 1840), северный кожанок *Eptesicus nylssonii* (Keyserling et Blasius, 1839) (Mogi, 1979).

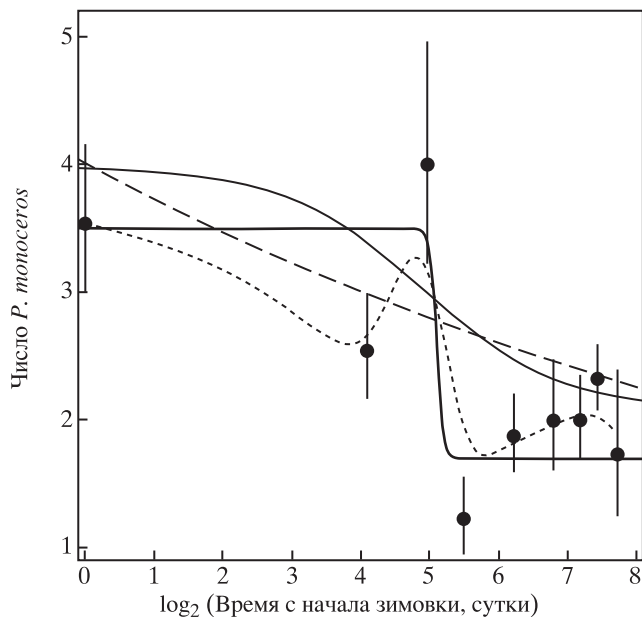
Вероятно, основным хозяином *P. monoceros* следует считать прудовую ночницу, однако находки ее на других видах и на значительном удалении от границ ареала основного хозяина (Дальний Восток) указывают на то, что на территориях, где *M. dasycneme* редка, *P. monoceros* приобретает способность паразитировать и на других видах рода *Myotis*, но, возможно, с меньшим репродуктивным успехом. Данный факт интересен, поскольку, во-первых, является примером способности эктопаразита менять видовую специфичность в зависимости от численности его хозяина, а во-вторых, характеризует *P. monoceros* как эктопаразита-олигофага, а не монофага, как считалось ранее рядом авторов (Фарафонова, Мазинг, 1985).

Наблюдаемая у *Penicillidia monoceros* нестрогая специфичность по отношению к хозяину, как показывают наши данные, не свойственна другим видам никтерибиид. Так, ареал кровососущей мухи *Nycteribia kolenatii* Theodor et Moscona, 1954 практически полностью совпадает с ареа-

лом основного его хозяина – водяной ночницы. Все находки *N. kolentii*, за редчайшим исключением, приурочены только к водяной ночнице, данный эктопаразит избегает паразитировать даже на восточной ночнице (вид-двойник водяной ночницы) (Орлова и др., 2013).

**Инвазированность и динамика численности.** Снижение средней инвазированности кровососущей *Penicillidia monoceros* хозяина – прудовой ночницы происходит немонотонно в течение зимовки (рис. 2), так, четырех- ( $R^2 = 0.81$ ) или трехпараметрические ( $R^2 = 0.45$ ) логистические кривые корректней описывают динамику средней численности, чем функция, предполагающая монотонное экспоненциальное снижение ( $R^2 = 0.35$ ). Простая визуальная оценка локализует временной интервал 50%-ного снижения численности между 31 и 45-ми сутками с начала зимовки (декабрь). Более формальная оценка – абсцисса точки перегиба s-образной кривой, сопоставляемая с 50%-ным падением численности, так же попадает в данный интервал (рис. 2). Резкое (на 1–2 особи) падение среднего числа особей *P. monoceros*, главным образом, может быть объяснено грумингом, интенсивность которого возрастает накануне и в период спаривания прудовой ночницы (данная версия согласуется с данными (Dick, Patterson, 2006) о том, что именно груминг является основной причиной смертности кровососущих мух), и/или специфическими физиологическими процессами, происходящими при наступлении гибернации у летучих мышей после спаривания (Orlova et al., 2012). До спаривания летучие мыши находятся в состоянии неглубокого сна, а после перемещаются в более прохладную часть пещеры, занимая микрокрытия и погружаясь в гибернацию. Подобное немонотонное снижение численности, синхронизированное со временем наиболее активного спаривания хозяина, наблюдалось нами у другого специфического эктопаразита прудовой ночницы – гамазового клеща *Macronyssus corethroproctus* (Oudemans, 1902) и предположительно также связано с усилением груминга в данный период (Orlova et al., 2012).

Использование комбинации двух распределений: биномиального – для вероятности (0...1) инвазирования, а для ненулевых значений численности ( $y = 1, 2, \dots, k$ ) – типа Пуассона и соответствующей двухкомпонентной модели – двух уравнений регрессии дает естественный, унифицированный и гибкий инструмент статистического моделирования счетных данных даже в условиях нарушения предположения о параметре дисперсии (overdispersion) распределения Пуассона. Инфляция параметра дисперсии может



**Рис. 2.** Динамика средней инвазированности прудовой ночницы кровососущей мухой *Penicillidia monoceros*. Точки – средние значения, усы – 95%ДИ. Сглаживание параметрическими функциями:  $y = 4.01\exp(-0.072x)$ ,  $R^2 = 0.35$  – длинный штрих;  $y = 2.07 + (3.98 - 2.07)/(1 + \exp(x - 4.89))$ ,  $R^2 = 0.45$  – тонкая линия;  $y = 2.18 + (3.84 - 2.18)/(1 + (x/5.18)^{93.96})$ ,  $R^2 = 0.81$  – жирная линия. Непараметрическое сглаживание (LOWESS) – короткий штрих.

быть следствием неучета в статистической модели какого-либо важного фактора изменчивости. Например, в исследуемых нами данных не возможен учет эффекта возраста хозяина. Диагностика соответствия предположениям для счетной части барьерной модели (табл. 2) показала, что спецификации различных распределений дают почти идентичные оценки параметров регрессии, но регрессия Пуассона предсказывает слишком узкие доверительные интервалы.

Согласие с наблюдениями обеспечивает гамма-распределение (минимум  $AIC$ ,  $w = 0.999$ ), некоторое противоречие демонстрирует лог-нормальное  $\Delta AIC = 28.1$ ;  $LR(2) = 9.92$ . Параметризация в форме мультипликативной регрессии более удобна, чем аналогичная при использовании аддитивной модели, и поскольку данные соответствуют измерениям в шкале отношений, то после потенцирования параметры имеют естественную интерпретацию – “при единичном изменении предикторной переменной во сколько-то раз изменяется среднее геометрическое значение отклика”. Наивный статистический анализ способен выявить лишь наиболее сильный эффект половой специфики зараженности, но для обнаружения эффекта времени в условиях нелинейной динамики и сверх дисперсии, подобный анализ не обладает достаточной чувствительностью. Так, и регрессия Пу-

**Таблица 2.** Параметры “барьерной” (hurdle) модели для описания шансов и средней инвазированности прудовой ночницы кровососущей мухой *Penicillidia monoceros*, в период зимовки хозяина

Предикторы	$b_i$	s.e.( $b_i$ )	Wald	$p \leq$	Exp( $b_i$ )	-95%ДИ	+95%ДИ
Бинарный отклик – шансы инвазии <i>P. monoceros</i> , $n(y_{i \geq 1}) = 36$ , $n(y_{i=0}) = 48$ ; Логит-регрессия: $\text{logit}(y) = \log(y_1/y_0) = b_0 + \sum b_i x_i + \varepsilon$							
$b_0$	0.30	0.459	0.43	0.51	–	–	–
Пол (самцы)	-1.23	0.465	7.02	0.01	$3.4^{-1}$	8.3	1.4
Часть зимовки	0.17	0.488	0.11	0.74	1.18	0.45	3.07
Среднее число <i>P. monoceros</i> у инвазированных хозяев $y_i > 0$ : $n_1 = 36$ , Регрессия для ненулевых значений: $y_i = 1, 2 \dots k$ , $\log(y_i) = b_0 + \sum b_i x_i + \varepsilon$ Гамма, $AIC = 138.9$ , $\Delta = 0$ , $w = 0.999$ ; $LR(2) = 13.59$							
$b_0$	1.62	0.218	55.75	0.001	5.08	3.3	7.8
Пол (самцы)	-0.86	0.229	14.00	0.001	$2.4^{-1}$	3.7	1.5
Часть зимовки	-0.42	0.239	3.09	0.079	$1.5^{-1}$	2.4	1.0
scale	2.18	0.480	20.65	0.001	–	–	–
Пуассон, $\phi=1$ , $AIC = 153.8$ , $\Delta = 14.9$ ; $LR(2) = 20.14$							
$b_0$	1.62	0.157	106.29	0.001	5.04	3.7	6.8
Пол (самцы)	-0.85	0.228	13.89	0.001	$2.3^{-1}$	3.7	1.5
Часть зимовки	-0.41	0.195	4.43	0.035	$1.5^{-1}$	2.2	1.0
Квази-Пуассон, $\phi^{0.5} = 1.24$ , $AIC=NA^*$ ; $QLR(2) = 13.16$							
$b_0$	1.62	0.194	69.42	0.001	5.04	3.4	7.4
Пол (самцы)	-0.85	0.283	9.07	0.003	$2.3^{-1}$	4.0	1.4
Часть зимовки	-0.41	0.242	2.89	0.089	$1.5^{-1}$	2.4	0.9
Лог-нормальное, $AIC = 167.0$ , $\Delta = 28.1$ ; $LR(2) = 9.92$							
$b_0$	1.61	0.166	94.50	0.000	5.01	3.6	6.9
Пол (самцы)	-0.85	0.364	5.40	0.020	$2.3^{-1}$	4.8	1.1
Часть зимовки	-0.40	0.234	3.00	0.083	$1.5^{-1}$	2.4	1.0
scale	2.26	0.267	72.00	0.000	–	–	–

Примечание.  $b_0$  для второй компоненты модели интерпретируется как предсказываемое количество эктопаразитов у самок в “первой” части зимовки; остальные коэффициенты после потенцирования интерпретируются как изменение в  $k$  раз шансов (для биномиальной компоненты) или “средней инвазированности” (счетная часть) при единичном изменении предикторов; \* – модели не сравнимы по  $AIC$ ,  $^{-1}$  – приведены  $1/\text{exp}(b_i)$ .

ассона, и отрицательная биномиальная регрессия оказались не способны выявить эффект времени (не приведены). Более мощным инструментом показал себя аппарат GAM (Hastie, Tibshirani, 1990), поскольку использует гибкий набор сплайн-функций, однако интерпретация коэффициентов (“насколько изменяется среднее значение отклика”) менее удобна, поскольку предполагает измерение зависимого признака в шкале интервалов: уровень инвазии у самцов прудовой ночницы в среднем на 1–2 мухи меньше, и предсказываемая смертность *P. monoceros* оценивается как одна особь в месяц (табл. 3).

Паллиативным решением может быть усреднение количества эктопаразитов внутри групп одного пола в каждый из девяти сроков наблюдений, позволяющее “избавиться” от изменчивости численности между особями хозяина, заменив исследование 36 индивидуальных значений ана-

лизом 18 средних, двукратная потеря остаточных степеней свободы при этом оказывается вполне оправданной ценой и мотивом использования ресемплинга, однако “неестественность” интерпретации аддитивных коэффициентов также дает основания предпочесть “барьерную” (hurdle) модель (ср. табл. 2 и табл. 3, 4). Заметим, что непосредственный бутстрепинг индивидуальных значений также не улавливает нелинейный характер динамики численности эктопаразита.

Вероятность зимующих особей прудовой ночницы быть зараженными *Penicillidia monoceros* существенно (гамма-корреляция = 0.55,  $p \leq 0.007$ ) зависит от пола хозяина. Так, нескорректированные (при игнорировании времени наблюдения) оценки риска инвазии у самок (21/35 или 0.60) в среднем в два (95% ДИ: 1.22–3.28) раза выше, чем у самцов (15/49 или 0.31). Среднее (геометрическое) число кровососущих мух на зараженную



**Таблица 3.** Оценка параметров обобщенной аддитивной модели (GAM) инвазивности прудовых ночниц ( $n=84$ ) кровососущей мухой *Penicillidia monoceros* в период зимовки хозяина (R, rgam package)

Предикторы	$b_i$	s.e.( $b_i$ )	$t(79)^*$	$Pr(> t )$	–95%ДИ	+95%ДИ
$b_0$	0.61	0.075	8.15	0.001	0.46	0.76
Пол (самцы)	–1.39	0.254	–5.45	0.001	–1.90	–0.88
Время (сутки)	–0.03	0.012	–2.48	0.015	–0.054	–0.006

Примечание. \* – “потеря” двух степеней свободы связана с использованием сплайн-функции;  $b_0$  соответствует вероятности инвазии у самок при усреднении по времени, и его 95% ДИ идентичен прямой оценке ДИ для выборочной доли (0.42–0.76); остальные коэффициенты интерпретируются как изменение на  $b_i$  “средней инвазивности” (включая и незаселенных особей хозяина) при единичном изменении предикторов.

**Таблица 4.** Бутстрепная оценка параметров линейной модели для средней численности *Penicillidia monoceros* на инвазивных особях прудовой ночницы

Предикторы	$b_i$	s.e.( $b_i$ )	BCa Percentiles	
			2.5%	97.5%
$b_0$	4.72	0.63	3.52	5.95
Пол (самцы)	–1.76	0.58	–2.88	–0.57
Часть зимовки	–1.66	0.66	–3.02	–0.44

Примечание: “единица наблюдения” – 18 средних геометрических;  $b_0$  соответствует средней инвазивности самок в первой части зимовки; остальные коэффициенты интерпретируются как изменение на  $b_i$  “средней инвазивности” при единичном изменении предикторов.

особь у самок также выше в 2.3 (95% ДИ: 1.5–3.7) раза. Скорректированные коэффициенты при использовании более полной модели вполне сопоставимы (табл. 2). Различные знаки регрессионных коэффициентов при переменной “часть зимовки” в двух частях “барьерной” модели могут быть интерпретированы как косвенное (поскольку прямые наблюдения при данном способе сбора данных не возможны) свидетельство расселения *P. monoceros* с инвазивных на свободных от эктопаразита хозяев (например, во время спаривания).

Таким образом, распределение количества кровососущих мух *Penicillidia monoceros* на прудовой ночнице не соответствует теоретическому распределению Пуассона (даже после цензурирования нулей), но может более адекватно (даже в отсутствии информации о возрасте хозяина) моделироваться с помощью его обобщения – гамма-распределения. Неудовлетворительное согласие теоретического распределения Пуассона и наблюдаемого числа кровососок может быть объяснено случайным их распределением по особям хозяина вследствие наличия барьеров для расселения эктопаразита.

Итак, наиболее важным предиктором инвазивности является пол хозяина (табл. 2). Аналогичная закономерность описана для многих видов кровососущих мух и эктопаразитов других таксономических групп (Orlova et al., 2012;

Christe et al., 2000; Dick, Patterson, 2006; Lourenço, 2008; Lourenço, Palmeirim, 2008) и может быть объяснена тем, что обитание на самках позволяет впоследствии переселиться на детенышей, которые имеют более низкий иммунный статус (Grossman, 1985) и в меньшей степени способны к грумингу (Christe et al., 2000), а тонкая кожа ювенильных особей облегчает кормление эктопаразитов на них (Marshall, 1981). Кроме того, весной в период расформирования зимующих колоний самцы, преимущественно, остаются в зимнем убежище, в то время, как большая часть самок перемещается в летние убежища (Большаков и др., 2005), что позволяет кровососущим мухам (временным эктопаразитам с длительным питанием) расселяться, осваивая новые места обитания. Вероятно, размножение кровососущих мух в пещерах Среднего Урала не возможно из-за низкой температуры (3–5 °C) и, следовательно, происходит только в летних убежищах (подобная ситуация также описана для гамазового клеща *M. corethroproctus* (Орлова и др., 2012), что также может быть основанием для предпочтения в качестве хозяев именно самок, а не самцов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мухи-никтебииды, как правило, являются моно- либо олигофагами (Christe et al., 2000), однако в случае с видом *Penicillidia monoceros*

специфичность зависит от обилия основного хозяина. На тех территориях, где основной хозяин – прудовая ночница (*M. dasycneme*) – распространенный вид, *P. tonoceros* становится монофагом и паразитирует только на ней; на части ареала с низкой плотностью *M. dasycneme*, а также на территориях, где она отсутствует, данный вид кровососущей мухи паразитирует на других видах рода *Myotis*. В течение зимовки видом *P. tonoceros* в большей степени заражены самки прудовой ночницы. Такое предпочтение предполагает наличие механизма распознавания пола хозяина у эктопаразита и, ~~по всей видимости~~ связано с перспективой для насекомого впоследствии переселиться в летние убежища, где будет происходить размножение летучих мышей, и возможностью паразитировать на ювенильных особях.

Авторы признательны А.П. Головановой за содействие при проведении полевого этапа исследований и к.б.н. В.С. Микрюкову за помощь с R-интерфейсом. Работа выполнена при поддержке лаборатории мониторинга биоразнообразия Национального исследовательского Томского государственного университета, а также проектов Российского фонда фундаментальных исследований № 12-04-31270 и № 12-05-00811.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балашов Ю.С. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб.: Наука, 2009. 357 с.
- Большаков В.Н., Орлов О.Л., Снитко В.П. Летучие мыши Урала. Екатеринбург: Академкнига, 2005. 176 с.
- Борисенко А.В. Мобильная ловушка для отлова рукокрылых // *Plecotus et al.* 1999. № 2. С. 10–19.
- Кишняев И.А. Информационные критерии и их приложения в анализе экологических данных // Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия. Ученые записки. Естественные науки 2008–2009. Нижний Тагил, 2009. С. 157–166.
- Кишняев И.А. Анализ обилия организмов: мультимодельный вывод как альтернатива проверки нуль-гипотезы // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования. Ч. 1: Нижний Тагил, 2010. С. 348–353.
- Кишняев И.А., Орлова М.В., Орлов О.Л. Нелинейная динамика и сверхдисперсия: статистическое моделирование шансов инвазии и средней инвазированности хозяев кровососущей мухой *Penicillidia tonoceros* // Математическое моделирование в экологии: Мат. III Нац. науч. конф. с междунар. участием, 21–25 октября 2013 г. Пушино: ИФХиБПП РАН, 2013. С. 154–155.
- Маркова Л.И. Влияние зимней спячки на паразитофауну летучих мышей // Зоол. журн. 1938. Т. 17. Вып. 1. С. 133–145.
- Медведев С.Г., Станюкович М.К., Тиунов М.П., Фарафонова Г.В. Эктопаразиты летучих мышей Дальнего Востока // *Паразитол.* 1991. Т. 25. Вып. 1. С. 27–37.
- Определитель насекомых Дальнего Востока России / под общ. ред. П.А. Лера. Т. 6. Ч. 1: Двукрылые и блохи. Ч. 1. Владивосток: Дальнаука, 1999. 665 с.
- Орлова М.В., Орлов О.Л., Крускоп С.В., Берников К.А. Возможность диагностики криптических видов рукокрылых по специфическим эктопаразитам // *Изв. РАН. Серия биол.* 2013. № 1. С. 108–110.
- Орлова М.В., Чистяков Д.В., Орлов О.Л. и др. Фауна эктопаразитов прудовой ночницы (*Myotis dasycneme* (Boie, 1825), Chiroptera, Vespertilionidae) Северной Евразии // *Вестник СПб. гос. ун-та. Серия 3.* 2014. Вып. 1. С. 24–38.
- Полканов А.Ю., Медведев С.Г. К фауне никтерибид (Diptera: Nycteribiidae) Средней Азии и Казахстана // *Паразитол.* 1997. Т. 31. Вып. 2. С. 116–124.
- Фарафонова Г.В., Мазинг М.В. Находки мух-никтерибид в Прибалтике // *Паразитол.* 1985. Т. 19. Вып. 4. С. 317–318.
- Эктопаразиты летучих мышей Дальнего Востока / Медведев С.Г. и др. // *Паразитол.* 1991. Т. 25, вып. 1. С. 27–37.
- Cameron A.C., Trivedi P.K. Regression Analysis of Count Data. Cambridge: Cambridge University Press, 1998. 411 p.
- Christe P., Arlettaz R., Vogel P. Variation in intensity of a parasitic mite (*Spinturnix myoti*) in relation to the reproductive cycle and immunocompetence of its bat host (*Myotis myotis*) // *Ecol. Letters.* 2000. V. 3. P. 207–212.
- Dick C. W., Patterson B. D. Bat flies: obligate ectoparasites of bats // *Micromammals and macroparasites: from evolutionary ecology to management* / S. Morand et al. (Eds.). Tokyo: Springer-Verlag Publ., 2006. P. 179–194.
- Grossman C.J. Interactions between gonadal steroids and the immune system // *Science.* 1985. V. 227. P. 257–261.
- Jackman S. 2006. The pscl package. <http://cran.r-project.org/doc/packages/pscl.pdf>.
- Junger W.L., Ponce de Leon A. 2007. Package: pgam Version: 0.4.7 <http://cran.r-project.org/web/packages/pgam/pgam.pdf>.
- Hastie T.J., Tibshirani R. J. Generalized Additive Models. London: Chapman and Hall, 1990. 333 p.
- Hutson A.M. Diptera: keds, flat-flies & bat-flies (Hippoboscidae & Nycteribiidae) // *Handbooks for the Identification of British Insects* / Royal Entomol. Soc. of London, 1984. V. 10. Pt. 7. 40 p.
- Lourenço S. Ecology of a host-parasite system: a study in temperate cave-dwelling bats. Lisboa: Univ. de Lisboa, 2008. 122 p.



- Lourenço S., Palmeirim J.M.* Which factors regulate the reproduction of ectoparasites of temperate-zone cave-dwelling bats? // *Parasitol. Res.* 2008. V. 104. Issue 1. P. 127–134.
- Marshall A.G.* The ecology of ectoparasitic insects. London: Academic Press, 1981. 459 p.
- Matveev V.A., Kruskop S.V., Kramerov D.A.* Revalidation of *Myotis petax* Hollister, 1912, and its new status in connection with *M. daubentonii* (Kuhl, 1817) (Vesperilionidae, Chiroptera) // *Acta Chiropterol.* 2005. V. 7. № 1. P. 23–37.
- McCullagh P., Nelder J.A.* Generalized Linear Models. Chapman & Hall, London, 2<sup>nd</sup> edition. 1989. 512 p.
- McDowell A.* From the help desk: hurdle models // *The Stata J.* 2003. V. 3. № 2. P. 178–184.
- Mogi M.* Two Species of Batflies (Diptera, Nycteribiidae) new to Japan with Description of a New Subspecies // *Tropical Medicine.* 1979. V. 21. Issue 3. P. 145–151.
- Mullahy J.* Specification and Testing of Some Modified Count Data Models // *J. of Econometrics.* 1986. V. 33. P. 341–365.
- Orlova M.V., Orlov O.L., Kshnyasev I.A.* Changes in the abundance of parasitic gamasid mite *Macronyssus corethroproctus* (Oudemans, 1902) during the overwintering period of its host, the pond bat *Myotis dasycneme* (Boie, 1825) // *Russian J. of Ecol.* 2012. V. 43. № 4. P. 328–332.
- Rupp D.* Zweiflügler aus Bayern XVIII (Diptera: Nycteribiidae) // *Entomofauna.* 1999. B. 20. H. 25. S. 397–400.
- Rupp D., Zahn A., Ludwig P.* Actual records of bat ectoparasites in Bavaria (Germany) // *Spixiana.* 2004. V. 27. Pt. 2. P. 185–190.

## Infestation of Bats with *Penicillidia monoceros* Speiser, 1900 (Diptera, Nycteribiidae), and Dynamics of Its Number During the Hibernation of Host

M. V. Orlova<sup>1</sup>, O. L. Orlov<sup>2,3</sup>, I. A. Kshnyasev<sup>2</sup>

<sup>1</sup>National Research Tomsk State University, Russia

<sup>2</sup>Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia

<sup>3</sup>Ural State Medical University of the Russian Ministry of Health, Yekaterinburg, Russia

The data on a range of the bat fly, *Penicillidia monoceros* Speiser, 1900 (Diptera, Nycteribiidae) and its preference to host species are presented. Some factors responsible for the variability of infestation during the hibernation of the host were revealed. The higher (by 2 times) probability of invasion (95% CI, 1.22–3.28) was found in females of the pond bat, *Myotis dasycneme* (Boie, 1825). In the same bat species, the mean number of *P. monoceros* was 2.3 times higher (95% CI, 1.5–3.7). The decline in the number of the ectoparasite during the hibernation of its host is of the “doorstep” type; it corresponds to the mating time of the host, *M. dasycneme*.